

**ЗАКЛЮЧЕНИЕ ДИССЕРТАЦИОННОГО СОВЕТА 24.1.109.02, СОЗДАННОГО НА  
БАЗЕ ФЕДЕРАЛЬНОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО БЮДЖЕТНОГО УЧРЕЖДЕНИЯ  
НАУКИ «ИНСТИТУТ ПРОБЛЕМ ЭКОЛОГИИ И ЭВОЛЮЦИИ им. А.Н.  
СЕВЕРЦОВА РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК» МИНИСТЕРСТВА НАУКИ И  
ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ, ПО ДИССЕРТАЦИИ  
БАРДУКОВА НИКОЛАЯ ВЛАДИМИРОВИЧА НА ТЕМУ: «ФОРМИРОВАНИЕ  
СОВРЕМЕННОГО АРЕАЛА ТРЕХИГЛОЙ КОЛЮШКИ (*GASTEROSTEUS  
ACULEATUS*)» НА СОИСКАНИЕ УЧЕНОЙ СТЕПЕНИ КАНДИДАТА  
БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК**

аттестационное дело № \_\_\_\_\_

решение диссертационного совета от «29» сентября 2026 г. № 5.

О присуждении Бардукову Николаю Владимировичу, гражданину Российской Федерации, ученой степени кандидата биологических наук.

Диссертация «Формирование современного ареала трехиглой колюшки (*Gasterosteus aculeatus*)» по специальности 1.5.13 – ихтиология (биологические науки) принята к защите 02 июля 2026 года (протокол заседания № 2) диссертационным советом 24.1.109.02, созданным на базе Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук» Министерства науки и высшего образования Российской Федерации, 119 071, Москва, Ленинский проспект, д. 33, приказ о создании диссертационного совета № 105/нк от 11.04.2012 г.

Соискатель Бардуков Николай Владимирович «08» августа 1989 года рождения. В 2012 году соискатель окончил Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего профессионального образования «Российский государственный аграрный университет – МСХА имени К.А. Тимирязева» с присвоением квалификации педагог профессионального обучения по специальности «Профессиональное обучение» (зоотехния).

Работает в должности научного сотрудника лаборатории генетических технологий в агро- и аквахозяйстве Федерального государственного бюджетного научного учреждения «Федеральный исследовательский центр животноводства – ВИЖ имени академика Л.К. Эрнста».

Диссертация выполнена в лаборатории экологии водных сообществ и инвазий Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук».

Научный руководитель – Артамонова Валентина Сергеевна, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории экологии водных сообществ и инвазий Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук».

Официальные оппоненты:

Мурзина Светлана Александровна, доктор биологических наук, заведующая лабораторией экологической биохимии Института биологии – обособленного подразделения Федерального государственного бюджетного учреждения науки Федерального исследовательского центра «Карельский научный центр Российской академии наук»;

Семенова Анна Викторовна, кандидат биологических наук, доцент кафедры ихтиологии биологического факультета Федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования «Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова»

дали положительные отзывы на диссертацию.

Ведущая организация Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики имени академика Н.П. Лаверова Уральского отделения Российской академии наук (г. Архангельск) в своем положительном отзыве, подготовленном директором Института социально-экономических и биоресурсных исследований, главным научным сотрудником лаборатории эволюционной экологии и геномики гидробионтов, доктором биологических наук Новоселовым Александром Павловичем, рассмотренном и принятом на заседании лаборатории эволюционной экологии и геномики гидробионтов Федерального государственного бюджетного учреждения науки Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики имени академика Н.П. Лаверова Уральского отделения Российской академии наук и утвержденным и.о. директора, д.г.-м.н., чл.-корр. РАН Антоновской Галиной Николаевной, указала, что диссертационная работа Бардукова Николая Владимировича «Формирование современного ареала трехиглой колюшки (*Gasterosteus aculeatus*)» является завершенным научно-квалификационным трудом и соответствует требованиям п.п. 9–11, 13, 14 Постановления Правительства Российской Федерации от 24 сентября 2013 г. № 842 (в редакции от 16.10.2024) «О порядке

присуждения ученых степеней», а ее автор заслуживает присуждения ученой степени кандидата биологических наук по специальности 1.5.13. – Ихтиология.

Выбор официальных оппонентов и ведущей организации обосновывается их высокой квалификацией, компетентностью в тематике рассматриваемой диссертационной работы, а также наличием в течение последних пяти лет достаточного количества публикаций, рассматривающих вопросы, близкие по содержанию к проведенным соискателем исследованиям.

Достоверность полученных результатов подтверждается как большим объемом исследованного первичного материала, так и целесообразным выбором методик филогеографического анализа.

Основные положения диссертационного исследования прошли широкую апробацию на всероссийских и международных конференциях и представлены в ряде публикаций в отечественных и зарубежных рецензируемых журналах.

Соискатель Бардуков Н.В. имеет 80 публикаций, по теме диссертации опубликовано 10 работ, в том числе 3 статьи в изданиях, входящих в перечень рецензируемых журналов ВАК и международные базы цитирования.

Недостоверные сведения об опубликованных работах в диссертации отсутствуют.

Основные результаты диссертационного исследования опубликованы в 3 работах.

1. Artamonova, V.S. Round-the-world voyage of the threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus*): phylogeographic data covering the entire species range / V.S. Artamonova, N.V. Bardukov, O.V. Aksenova, T.S. Ivanova, M.V. Ivanov, E.A. Kirillova, A.V. Koulish, D.L. Lajus, A.M. Malyutina, A.N. Pashkov, S.I. Reshetnikov, A.A. Makhrov // Water. – 2022. – Vol. 14, No. 16. – P. 2484.

2. Bardukov, N.V. Pathways of invasion of the threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) into the basins of the Black and Caspian seas / N.V. Bardukov, A.A. Bugakov, H.S. Gajduchenko, A.V. Koulish, A.A. Makhrov, A. Panfiliy, A.N. Pashkov, D.S. Petrushkieva, A.N. Reshetnikov, S.I. Reshetnikov, D.Yu. Semenov, V.S. Artamonova // Hydrobiologia. – 2025. – Vol. 852, No. 8-9. – P. 2455-2470.

3. Махров, А.А. Механизмы формообразования при изменении среды обитания у трехиглой колюшки (*Gasterosteus aculeatus*) принципиально отличаются от механизмов видообразования внутри рода *Gasterosteus* / А.А. Махров, Н.В. Бардуков, В.С. Артамонова // Сибирский экологический журнал. – 2025. – № 2. – С. 153-164.

На диссертацию и автореферат поступило 7 положительных отзывов, 6 без замечаний, 1 содержит замечания.

Отзывы без замечаний прислали:

1. Чернова Наталья Владимировна, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории ихтиологии Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Зоологический институт Российской академии наук»;

2. Шубина Елена Александровна, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник Научно-исследовательского института физико-химической биологии имени А.Н. Белозерского Федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования «Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова»;

3. Колосова Мария Анатольевна, кандидат сельскохозяйственных наук, ведущий научный сотрудник отдела селекции и разведения свиней Федерального государственного бюджетного научного учреждения «Всероссийский научно-исследовательский институт племенного дела»;

4. Лебедева Дарья Ивановна, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории паразитологии животных и растений Института биологии – обособленного подразделения Федерального государственного бюджетного учреждения науки Федерального исследовательского центра «Карельский научный центр Российской академии наук»;

5. Белоус Анна Александровна, кандидат биологических наук, директор Всероссийского научно-исследовательского института интегрированного рыбоводства – филиала Федерального государственного бюджетного научного учреждения «Федеральный исследовательский центр животноводства – ВИЖ имени академика Л.К. Эрнста».

6. Косовский Глеб Юрьевич, доктор биологических наук, член-корреспондент РАН, директор Федерального государственного бюджетного научного учреждения «Научно-исследовательский институт пушного звероводства и кролиководства им. В.А. Афанасьева».

Отзыв, содержащий замечания, прислан Олейник Аллой Геннадьевной, доктором биологических наук, старшим научным сотрудником лаборатории генетики Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Национальный научный центр морской биологии им. А.В. Жирмунского» Дальневосточного отделения Российской академии

наук»: «Вместе с тем при изучении автореферата диссертации возникли некоторые замечания и вопросы: 1) Учитывая, что в диссертации представляется и обосновывается новая гипотеза расселения *Gasterosteus aculeatus* по современному ареалу, было бы желательно представить в автореферате более подробно общепринятые в настоящее время гипотезы формирования ареала вида (раздел «Современные представления о формировании ареала трехиглой колюшки». 2) Мне крайне импонирует выбор автором филогеографического подхода как основного (или даже единственного) метода для решения поставленных задач. Однако филогеографический анализ не ограничен построением гаплотипической сети как такой. Мои основные вопросы связаны с отсутствием (1) анализа, подтверждающего достоверность выделенных митохондриальных линий и групп (например, на основе *Fst* или псевдовероятностного теста), а также (2) количественной оценки географической подразделенности генетической изменчивости (AMOVA), для всех выделенных групп. Кроме того, следует разделить влияние постоянно протекающих популяционных процессов (например, генного потока, или дифференциация вследствие изоляции расстоянием) и эпизодических исторических событий (например, фрагментации, расширения ареала, демографической или пространственной экспансии) на наблюдаемое географическое распределение гаплотипов. Если коротко, то для избегания субъективной интерпретации результатов следует получить подтверждение неслучайного пространственного распределения гаплотипов на основе точных статистических тестов. В окончательную филогеографическую гипотезу могут быть включены только те результаты, для которых географическая сопряженность гаплотипов статистически значима (достоверна). 3) Еще одно замечание, относящееся к «генетической» части работы, связано с отсутствием какой-либо попытки соискателя обсудить степень дивергенции и время дивергенции линий на основе собственных генетических дистанций. Представляется интересным сравнить полученные результаты с имеющимися в свободном доступе, а также их соответствие палеонтологическим датировкам, на которые и опирается в своих выводах автор. 4) Глава 2. Материалы и методы (стр. 9): «Для формирования аутгруппы было загружено 11 нуклеотидных последовательностей гена *COI* и 1 последовательность *cyt b* черномышечной колюшки (*G. wheatlandi*).» Ситуация с внешней группой не совсем понятна стороннему специалисту. Выбор внешней группы один из критических моментов филогенетического анализа. Поэтому внешняя группа должна соответствовать нескольким принципиальным критериям. Кроме того, традиционный метод внешней группы, используемый для укоренения филогений, не работает на популяционном уровне, потому что внешняя группа оказывается удаленной на слишком большое число

мутационных шагов от анализируемой группы гаплотипов, члены которой разделены слишком малым числом шагов. В связи с этим, для генеалогических сетей предложены другие методы определения местоположения корня. Если в этом у исследователей есть необходимость. Очевидно, что в данном случае, необходимо знание положения корня или хотя бы относительного возраста митохондриальных линий. В тексте автореферата, к сожалению, встречаются неточные формулировки. Например: 1) Стр. 3: «Сейчас во многих водных экосистемах Северного полушария *G. aculeatus* играет системообразующую роль. Например, в Белом море за последние 25 лет численность этого вида возросла на 3–4 порядка...». Совсем неудачный пример: констатация изменения численности вида не доказывает его системообразующую роль в биоценозе. Поэтому утверждение в первом предложении, возможно, преждевременно (если не спекулятивно?) или должно быть подкреплено ссылками на конкретные исследования. 2) Стр. 3: «Известно, что пресноводные популяции каждый раз происходят от морских заново, причем варианты генов, характерные для пресноводных колюшек, изредка встречаются и в морских популяциях...» Если пресноводные популяции происходят от морских, то именно они сохраняют предковый полиморфизм, а не наоборот. 3) Глава 2. Материалы и методы (стр. 9): «2.8. Изучение филогенетических связей между популяциями трехиглой колюшки». Цели филогенетики сосредоточены в области макроэволюции и касаются выяснения родственных отношений между видами и таксономическими группами, внутривидовые отношения (связи между популяциями) изучаются на уровне популяционно-генетического анализа. 4) К сожалению, следует признать не совсем удачное представление рисунков 3 – 5 в автореферате, на которых отсутствует легенда».

Диссертационный совет отмечает, что на основании выполненных Н.В. Бардуковым исследований сформирована новая гипотеза формирования глобального ареала вида *G. aculeatus*. Предложенная модель предполагает расселение трехиглой колюшки из Тихого океана вглубь Азии по цепочке солоноватоводных и пресных палеоводоемов, существовавших в эпоху олигоцена и соединяющихся в западной части с Паратетисом. Новая гипотеза выдвигает предположение, что именно генетическая линия трехиглой колюшки, представители которой населяли данный палеоводоем, является предковой для всех современных филогенетических линий вида, кроме азиатско-тихоокеанских. Соискателем в значительной мере актуализирована информация о распространенности современных генетических линий трехиглой колюшки, обитающих в водоемах Понто-Каспийского бассейна. В бассейне Черного моря соискателем выявлена

инвазивная линия трехиглой колючки, предположительно проникшая в данный водоем в историческое время по системе каналов. В диссертационной работе выдвинуто предположение о действии отбора на отдельные гены митохондриальной ДНК, а также о неравномерности их эволюции в разных генетических линиях *G. aculeatus*.

Теоретическая значимость работы не вызывает сомнений и заключается в представлении новой гипотезы расселения трехиглой колючки, обосновывающей проникновение трехиглой колючки в Европу южным путем по системе древних водоемов, а не через Северный Ледовитый океан, как это предполагается в большинстве современных филогеографических работ, посвященных данной теме.

Практическое значение полученных соискателем результатов заключается в том, что выявленные закономерности расселения генетических линий трехиглой колючки могут быть полезны при осуществлении мониторинга численности вида *G. aculeatus*, как важного компонента морских экосистем Северного полушария. В диссертационной работе показано, что относительная скорость накопления однонуклеотидных замен в одних и тех же генах митохондриальной ДНК может различаться в разных генетических линиях трехиглой колючки – обнаруженный эффект следует учитывать при проведении дальнейших филогеографических исследований как трехиглой колючки, так и других видов.

Оценка достоверности результатов исследования выявила корректность решения поставленных в работе задач с помощью выбранных соискателем методик лабораторной работы и биоинформатической обработки результатов. Объем исследованного материала является достаточным. Выводы соответствуют поставленным задачам и основаны на представленных в диссертации результатах.

Личный вклад соискателя состоит в выполнении основной части лабораторной работы, обработке секвенированных последовательностей и их депонировании в базу данных NCBI «GenBank», построении медианных сетей и дендрограмм. Соискатель принимал активное участие в сборе материала, а также в обсуждении схемы формирования ареала трехиглой колючки.

Диссертация Н.В. Бардукова охватывает основные аспекты поставленной научной задачи и соответствует требованиям, выдвигаемым для диссертаций на соискание ученой степени кандидата наук Положением о присуждении ученых степеней, утвержденном постановлением Правительства Российской Федерации № 842 от 24 сентября 2013 г., а ее автор, Бардуков Николай Владимирович, заслуживает присуждения ученой степени кандидата биологических наук по специальности 1.5.13 – ихтиология (биологические науки).

В ходе защиты диссертации были высказаны следующие критические замечания и заданы вопросы:

1. Михеев Виктор Николаевич, доктор биологических наук, главный научный сотрудник лаборатории поведения низших позвоночных ИПЭЭ РАН, заместитель председателя совета: «В вашем заключении указано, что до сих пор довольно много исследователей придерживаются гипотезы о расселении через Северный Ледовитый океан. В начале вашего доклада вы это упомянули. В чем заключаются недостатки данной гипотезы? Какие аргументы, какие факты используют сторонники этой гипотезы и почему ее сторонников не так уж мало?»;

2. Суров Алексей Васильевич, доктор биологических наук, член-корреспондент РАН, главный научный сотрудник, заведующий лабораторией сравнительной этологии и биокommunikации ИПЭЭ РАН, заместитель председателя совета: «Вы предложили интересную гипотезу о южном расселении колюшки по палеоводоемам. А нет ли других организмов, которые расселялись тем же путем? Нет таких данных? Это было бы дополнительным доказательством вашей гипотезы.»;

3. Харитонов Сергей Павлович, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник научно-информационного центра кольцевания птиц ИПЭЭ РАН, член совета: 1) «Верно ли, что черноморская и средиземноморская популяции совершенно разные и что расселения из Средиземного моря в близкое Черное не было?» 2) «Можно ли по одному отолиту определить вид, насколько он характерен? Четко ли он определяется и является ли он типичным признаком?» 3) «Этапы расселения из Юго-Восточной Азии к Средиземному морю через серию солоноватых и пресных водоемов ожидаемо должны сопровождаться генетическими изменениями. Существуют ли какие-либо свидетельства этого?»;

4. Холодова Марина Владимировна, доктор биологических наук, главный научный сотрудник, руководитель кабинета молекулярной диагностики ИПЭЭ РАН, член совета: 1) «Есть ли какие-нибудь данные по филогеографии моллюсков-жемчужниц, которые были бы сопоставимы с вашими?» 2) «Объясните выбор аутгруппы на дендрограмме, дерево укорененное?» 3) «Какая филогруппа из представленных или какие гаплотипы занимают базальное положение при сравнении с чернопятнистой колюшкой?» 4) «На медианной сети центральная группа выделена желтым, где она расположена на дендрограмме? Где расположена древняя тихоокеанская группа?»;

5. Кантор Юрий Израилевич, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории морфологии и экологии морских беспозвоночных ИПЭЭ РАН,

член совета: 1) «Вы упомянули в начале доклада о связи колюшки с маргаритиферидами, это не очевидно. Вы придаете этому, видимо, большое значение. В автореферате вы показали отдельные точки нахождения маргаритиферид, хотя я думаю, что их значительно больше, это в основном ископаемая группа. В чем ваша аргументация, зачем вы это приводите?» 2) «Вы утверждаете, что трехиглая колюшка переходила из солоноватоводных в пресные водоемы, маргаритиферид вы показываете исключительно пресноводных – это разные водные пути. Не очень понятно, что показывает именно этот водный путь, вы просто выбрали точку, которая вам больше подходит?»;

6. Есин Евгений Владиславович, доктор биологических наук, профессор РАН, заведующий лабораторией экологии низших позвоночных ИПЭЭ РАН, член совета: 1) «Проводили ли вы какие-либо количественные математические оценки дифференциации генетических дистанций выделенных клад, почему вы не показали их на слайдах презентации?»; 2) «Показать древность филолиний вам мог бы помочь, например, дисперсионный тест, который покажет высокую долю межгрупповых различий гаплотипического разнообразия. Вы делали дисперсионный тест?» 3) «На будущее, стоит сделать дисперсионный тест, его результат был бы хорошим аргументом в пользу вашей гипотезы – скорее всего межгрупповая дисперсия будет больше, чем обычно, потому что линии древние.»;

7. Решетников Юрий Степанович, доктор биологических наук, профессор, ведущий научный сотрудник лаборатории экологии низших позвоночных ИПЭЭ РАН, член совета: «Вы утверждаете, что колюшки Северной Америки имеют следы не тихоокеанской, а североευропейской группы. Североευропейской колюшке пришлось проникнуть в Тихий океан через Гренландию, Северный Ледовитый океан, побережье Америки. В то же время ворота через Берингию были открыты. Почему колюшка из Тихого океана не прошла на атлантическое побережье Северной Америки более коротким путем?».

Соискатель дал следующие ответы на вопросы и замечания:

1. (На вопрос В.Н. Михеева) «В Тихом океане есть две линии трехиглой колюшки, одна из них близка к европейской. Соответственно, если мы не считаем, что эта вторая линия прошла какое-то время существования в Паратетисе, а была каким-то другим образом обособлена, то можно посчитать, что современные европейские линии произошли от нее. Можно посчитать по молекулярным часам время расхождения, оно будет не очень большое, потому что линии друг к другу достаточно близки. Но в относительно недавней работе был описан найденный в Паратетисе отолит трехиглой колюшки. Да, он был найден всего один. Может быть, это не стопроцентное

доказательство, но тут надо выбирать – либо мы будем игнорировать эту находку, либо мы будем считать ее правильной, это точка бифуркации, которую обойти нельзя. Эту теорию нужно принимать во внимание и при накоплении дополнительных данных можно будет сказать, что она действительно подтверждается, тем более что есть палеонтологические свидетельства, они постепенно накапливаются, есть возможность в перспективе усилить доказательную базу.»;

2. (На вопрос А.В. Сурова) «Есть точки, маркирующие водный путь – это места находок ископаемых моллюсков-жемчужниц. Соответственно, по ним можно проследить, что было водное сообщение. Сами по себе они тоже не должны были расселяться, они являются паразитами. Соответственно, таким способом должны были расселяться и предки лососевых.»;

3. (На вопросы С.П. Харитоновой) 1) «Судя по всему, да. Они отделились от предковой линии независимо друг от друга. Но Средиземноморская линия старше. Она более разветвленная, более дивергировавшая.» 2) «В работе, в которой описан отолит, представлена его фотография, представлена его хорошая сохранность. Также там найдены в той же локации отолиты девятииглой колюшки. Но опять же, мы либо должны игнорировать это доказательство, либо мы его должны принять. Отолит – типичный признак.» 3) «Посмотрите, как много замен между тихоокеанскими и европейскими гаплотипами сопровождает этот переход. То есть, напрашивается вывод о том, что была длительная эволюция предковых линий для европейских и атлантических гаплотипов.»;

4. (На вопросы М.В. Холодовой) 1) «У меня, к сожалению, такой информации нет». 2) «Это не укорененное дерево, здесь азиатско-тихоокеанские гаплотипы, здесь – все остальные» – демонстрация на слайде. 3) Если добавить аутгруппу, допустим, близкий вид, чернопятнистую колюшку, то здесь она просто уходит вниз, а верхняя часть дерева остается без изменений» – демонстрация на слайде. 4) «Гаплотип СМЕ находится здесь, средиземноморские группы находятся здесь, тихоокеанская группа, средиземноморские и далее – европейские» – демонстрация на слайде;

5. (На вопросы Ю.И. Кантора) 1) «Это маркирование наличия водного пути.» 2) «Разрешающая способность палеокарт не всегда позволяет увидеть все водоемы, поэтому, к сожалению, пришлось довольствоваться тем, что было известно. Но, я с вами согласен, это действительно маркирование именно пресноводного пути, и здесь нам нужно добавить маркер, характерный еще и для солоноватоводных или соленых водоемов. Это действительно слабая сторона этой схемы»;

6. (На вопросы Е.В. Есина) 1) «Проблема видится в том, что, когда подробно изучали черноморские линии, секвенировали множество генов, мы увидели, что в разных

